ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Studien über die Ruheperiode der Holzgewächse

(II. Mitteilung)

Von

Dr. Friedl Weber

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Graz

(Mit 2 Textfiguren)

Ausgeführt mit einer Subvention der Kaiserlichen Akademie in Wien aus dem Legate Scholz

(Vorgelegt in der Sitzung am 24. Jänner 1918)

Es war beabsichtigt, meine experimentellen »Studien über die Ruheperiode der Holzgewächse« (1916, II) in der letzten Treibperiode wieder aufzunehmen. In dem geplanten Umfange gestatteten dies jedoch die zahlreichen Hemmungen nicht, die der Krieg mit sich bringt. Immerhin konnte eine Reihe von Versuchen zur Durchführung gelangen; über diese soll im folgenden berichtet werden; eine theoretische Erörterung der Ergebnisse schließt sich daran an sowie auch eine Erwiderung auf die jüngste Arbeit von Klebs (1917), die eine eingehende Auseinandersetzung mit meinen einschlägigen Publikationen enthält.

Bevor ich an die Beschreibung der Versuche gehe, sei es mir gestattet, Herrn Prof. Dr. K. Linsbauer meinen ergebensten Dank auszusprechen für das überaus fördernde Interesse, das er meinen Studien über die Ruheperiode stets entgegenbringt.

Experimenteller Teil.

Auf Grund von Überlegungen, die im theoretischen Teil der Arbeit ihre Darstellung finden werden, ging ich daran, den Einfluß von **Cyankali** auf die Ruheperiode der Holzgewächse zu untersuchen.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Als Versuchsobjekt verwendete ich zunächst ausnahmslos Zweige von *Syringa vulgaris*.

Dieses Holzgewächs ist in bezug auf sein Verhalten den Treibstoffen[1] gegenüber am eingehendsten studiert und man kann daher die Wirksamkeit einer neuen Methode an ihm am besten beurteilen und erproben.

Von der Heranziehung von bewurzelten Pflanzen in größerer Anzahl konnte Abstand genommen werden, da es ja keineswegs geplant war, im Falle eines, wie ich erwartete, positiven Versuchsergebnisses, den neuen Treibstoff auf seine praktische Verwertbarkeit hin zu prüfen. Ich begnügte mich also im allgemeinen mit der Stecklingskultur, möchte aber daran erinnern, daß dabei die Treiberfolge stets bedeutend weniger überzeugend ausfallen als bei Topfkultur.

Über die Methode kann ich mich ganz kurz fassen, da sie in allen Einzelheiten mit derjenigen übereinstimmt, die ich bereits früher in Anwendung gebracht und beschrieben habe besonders bei meinen Versuchen »Über Frühtreiben mit Wasserstoffsuperoxyd« (1916, II, p. 16).

Nur über die Temperaturverhältnisse, die sich diesmal besonders ungünstig gestalteten, ist einiges anzuführen. Die Versuche begannen anfangs November; bis Mitte dieses Monates war die Temperatur im Experimentierwarmhaus noch halbwegs zureichend, allerdings auch da schon starken Schwankungen (etwa 24° bis 10° C.) unterworfen. In der Zeit von Mitte bis Ende November sank jedoch die Temperatur infolge von Beheizungsschwierigkeiten wiederholt bis auf 6° C. und stieg selten über 16° C. an. Es ist begreiflich, daß zu dieser Zeit das Wachstum so gut wie völlig sistiert und überhaupt unter diesen Verhältnissen ein optimaler Treiberfolg nicht zu erzielen war. Von Ende November ab bis zum Abschluß der Versuche (Ende Dezember) standen wieder günstigere Temperaturen (16° bis 26° C.) zur Verfügung. Es wurde besonders darauf geachtet, daß während der Einwirkung des Cyankalis bei den einzelnen Versuchsreihen möglichst

[1] Die vorteilhafte Bezeichnung »Treibstoffe« stammt von Molisch (1916, p. 17).

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

gleich hohe und konstante Temperaturen herrschten; war dies nicht anders zu erreichen, so erfolgte das »Cyanisieren« in einem geheizten Zimmer und nicht im Gewächshaus und nachher erst die Übertragung der Zweige in das Warmhaus.

Das Cyanisieren geschah so, daß die *Syringa*-Zweige mit ihren Endknospen nach unten in die KCN-Lösungen (das Cyankali in Leitungswasser gelöst) gestellt und darin meist 24 Stunden belassen wurden. Die Kontrollzweige verblieben unterdessen an der Luft (Luftzweige, mit ihren basalen Enden eingewässert) oder sie nahmen ein Bad von gleicher Dauer und Temperatur in Leitungswasser (Wasserzweige). Die KCN-Zweige wurden vor der Aufstellung zum Treiben bei wiederholtem Wasserwechsel ausgewaschen und nach Herstellung einer neuen Schnittfläche mit ihren basalen Enden ebenso wie die Kontrollzweige in Leitungswasser gestellt; letzteres mußte mehrmals gewechselt werden.

Versuchsreihen.

Es gelangten im ganzen 8 Versuchsreihen mit reichlichem,[1] gleichmäßig entwickeltem Pflanzenmaterial zur Durchführung. Der Verlauf einiger dieser Versuchsreihen soll etwas eingehender geschildert werden, die wichtigsten Daten aller werden außerdem zur Erzielung einer leichteren Übersicht am Schlusse dieses Abschnittes in tabellarischer Form wiedergegeben.

1. Versuchsreihe.

Beginn: 6. XI.
Dauer der Einwirkung: 24 Stunden.
Cyankalidosis: 0·01, 0·1, 0·4 %.
Kontrollzweige: Luft- und Wasserzweige.

Treiberfolg: Die mit 0·1% KCN behandelten Zweige zeigten in völlig einheitlicher Weise bereits am 12. XI., also ungemein frühzeitig, deutlich den Beginn des Treibens; dann trat — jedenfalls infolge der erwähnten Ungunst der Temperaturverhältnisse — eine fast völlige Sistierung des Wachs-

[1] Über 200 Zweige.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

tums ein. Erst in den letzten Novembertagen, sobald sich die Temperatur wieder günstiger gestalten ließ, setzte, ein Zeichen, daß die Treibwilligkeit keineswegs verloren gegangen war, neuerdings lebhaftes Wachstum ein, so daß bis zum 10. XII. aus den sich entfaltenden Knospen die Blütenstände hervorzutreten begannen; die Entwicklung machte auch weiterhin noch Fortschritte und führte schließlich (etwa bis zum 20. XII.) zu völliger Knospenentfaltung.

Von allen Kontrollpflanzen zeigte bis dahin kein einziges Exemplar auch nur die allerersten Spuren beginnenden Treibens.

Die 0·01% KCN-Zweige begannen bis Mitte November ebenfalls in einheitlicher Reaktion zu treiben; immerhin blieben sie hinter den 0·1%-Zweigen in der Entwicklung deutlich zurück; zu einer völligen Knospenentfaltung kam es bei ihnen nicht.

Die 0·4% KCN-Pflanzen reagierten nicht einheitlich; etwa die Hälfte von ihnen verhielten sich ungefähr so wie die 0·01%-Zweige; bei der anderen Hälfte waren keine Treibanzeichen zu bemerken, ihre Knospen, und zwar zunächst deren äußerste Deckblätter, erwiesen sich alsbald als gebräunt und abgestorben.

3. Versuchsreihe.

Beginn: 20. XI.
Dauer der Einwirkung: 48 Stunden.
Cyankalidosis: 0·1%.

Das Cyanisieren erfolgte bei besonders niederer Temperatur (10° bis 5° C.); trotzdem griff das Cyankali sehr gut an. Alle behandelten Zweige trieben aus; von den Kontrollzweigen keiner.

Die nachstehende Fig. 1 zeigt an typischen Beispielen das Entwicklungsstadium der Zweige am 10. XII.; die beiden Zweige links sind KCN-Zweige, die zwei rechts Kontrollzweige (ein Wasser- und ein Luftzweig).

Das Streckungswachstum der jungen Triebe der Cyankalizweige machte noch weitere Fortschritte bis zum Abschluß des Versuches (20. XII.), die Kontrollzweige dagegen ruhten weiterhin bis zu diesem Termin.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

5. Versuchsreihe.

Beginn: 24. XI.
Dauer der Einwirkung: 20 Stunden.
Cyankalidosis: 0·2 %.

Die Ruheperiode ist nicht mehr so fest wie bisher. Von den Vergleichszweigen beginnen zirka 30 %, wenn auch nur

Fig. 1.

in geringem Maße, zu treiben; von den KCN-Zweigen reagieren etwa 75 % positiv, zu einer weitgehenden Knospenentfaltung bringen auch diese es nicht, die Knospen von 25 % derselben sterben ab, ohne vorher Treibwilligkeit gezeigt zu haben.

6. Versuchsreihe.

Beginn: 28. XI.
Dauer der Einwirkung: 20 Stunden.
Cyankalidosis: 0·2 %.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Alle cyanisierten Knospen sterben ohne vorherige Treibanzeichen alsbald ab. Zu dieser Zeit (Ende) der Nachruhe übt also eine Dosis von 0·2% bereits einen deletären Einfluß aus. Die tiefer inserierten Knospen der KCN-Zweige, die mit der Kaliumcyanidlösung nicht in Berührung gekommen waren, treiben aus. An den Kontrollzweigen entfalten sich alle Terminalknospen, die tiefer inserierten nicht; bei *Syringa* treten ja bekanntlich stets die Terminalknospen zuerst aus der Ruhe.

8. Versuchsreihe.

Beginn: 19. XII.
Dauer der Einwirkung: 24 Stunden.
Cyankalidosis: 0·1%.

Alle Kontrollzweige beginnen bereits ab 22. XII. lebhaft zu treiben, die Nachruhe ist also schon ausgeklungen. Die KCN-Zweige bleiben um ungefähr zwei Tage hinter den Vergleichszweigen in der Entwicklung zurück. Es zeigt sich demnach, so wie bei anderen Treibmitteln, auch bei Cyankali, daß mit diesen kein positiver Treiberfolg mehr zu erzielen ist, sobald die Pflanze aus der freiwilligen Ruhe getreten ist, daß dann vielmehr meist die Kontrollpflanzen leichter und mehr oder weniger schneller austreiben.

Schließlich wurde noch ein Versuch mit einer vierjährigen Fliedertopfpflanze (Charles X) durchgeführt.

Beginn: 1. XII.
Dauer der Einwirkung: 30 Stunden.
Cyankalidosis: 0·1%.

Von den Hauptzweigen wurde nur einer in die Cyankalilösung getaucht, die übrigen (Kontrollzweige) nahmen ein Wasserbad.

Die nachstehende Fig. 2 zeigt den Treiberfolg am 22. XII. Der Cyankalizweig (links oben) trägt schon ansehnliche Blütenstände, von den Kontrollzweigen zeigt nur eine Terminalknospe des ihm gegenüberstehenden Teiles des Gabelzweiges (rechts) die allerersten Spuren des Treibens.

Es wirkt also, wie anzunehmen war, auch Cyankali streng lokal.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

In nachstehender Tabelle werden die Treiberfolge der acht Versuchsreihen übersichtlich dargestellt.

Es bedeutet + + + sehr guter, + + guter, + deutlicher, — kein Treiberfolg. Die über diesen Zeichen stehenden Zahlen geben die Zahl der Zweige in Prozenten an, die den betreffenden Treiberfolg aufweisen.

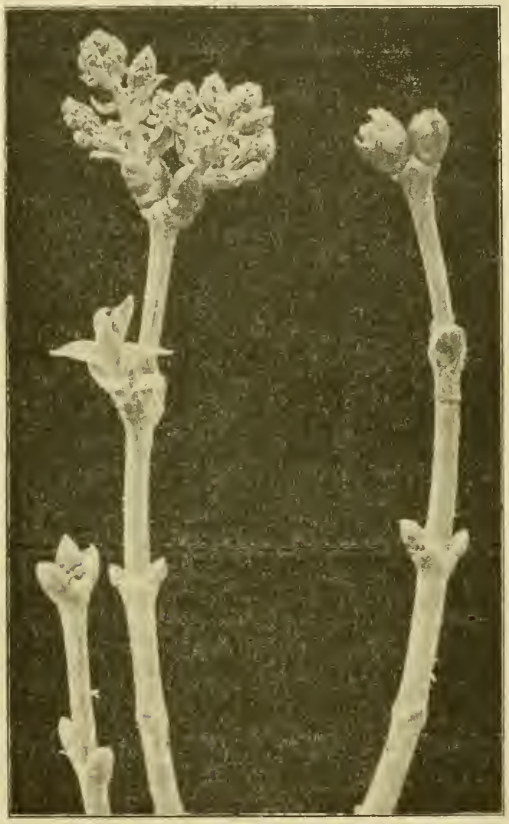

Fig. 2.

Das Ergebnis der Versuchsreihen läßt sich in folgender Weise zusammenfassen:

Ein mehr(meist 24)stündiges Bad in entsprechend verdünnten Cyankalilösungen vermag zur Zeit der Nachruhe bei *Syringa vulgaris* die Ruheperiode wesentlich abzukürzen.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Versuchsreihe Nr.			1	2	3	4	5	6	7	8
Beginn			6. XI.	15. XI.	20. XI.	22. XI.	24. XI.	28. XI.	9. XII.	19. XII.
Dauer der Einwirkung in Stunden			24	48	48	24	20	24	24	24
Cyanisierte Zweige	KCN-Dosis in Prozenten	0·4	50 +							
		0·2					75 + +	100 −		
		0·1	100 + +		100 + + +	100 + + +			100 + + +	100 +
		0·02		100 + +						
		0·01	100 +						100 + +	
Kontrolle		0	100 −	100 −	100 −	100 −	30 +	100 + +	50 + +	100 + + +

Nach den bisherigen Versuchen scheint einer 0·1% KCN-Lösung die beste Treibwirkung zuzukommen, doch läßt sich auch mit einer 0·01% KCN-Lösung ein deutlicher Treiberfolg erzielen. Lösungen von 0·2% KCN oder stärkerer Konzentration üben in der Regel eine deletäre Wirkung auf die Knospen aus.

KCN wirkt streng lokal frühtreibend und nach Ausklingen der freiwilligen Ruhe (selbst bei der während der Nachruhe optimal wirksamen Dosierung) in geringem Grade verzögernd auf das Austreiben ein.

Theoretischer Teil.

Man kann mit Klebs (1917, p. 407) das Problem der Ruheperiode in zwei Fragen zerlegen, »indem man einerseits die Bedingungen untersucht, die den Eintritt der Pflanze in

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

die Ruhe, andrerseits diejenigen, die den Austritt aus der Ruhe herbeiführen«. Da wir über die Vorgänge, die zum natürlichen »Von selbst«-Erwachen der Pflanzen führen, so gut wie gar nichts wissen, war man stets bestrebt, durch Analyse der Frühtreibverfahren einen Einblick in das geheimnisvolle Etwas zu gewinnen, das die Ruhe bedingt. Im Sinne dieser Forschungsrichtung fällt das Problem des Austrittes aus der Ruhe, mit dem wir uns zunächst beschäftigen werden, im wesentlichen zusammen mit der Frage nach der Wirksamkeit der Frühtreibmethoden.

I. Das Problem des Austrittes aus der Ruhe.

Mit der Auffindung der ersten im wissenschaftlichen Experiment erprobten Treibmethode stellte sich auch sogleich das Bedürfnis ein, die Wirkungsweise derselben zu »erklären«. Nach Johannsen (1906) treten die Knospen nach Einwirkung der Narkotika deshalb frühzeitig aus der Ruhe, weil diese eine »vorderhand noch nicht näher zu präzisierende Hemmung« der Wachstumstätigkeit lähmen. Mit dieser Vorstellung ist kaum etwas gewonnen, sie ist nichts anderes als eine Umschreibung der Tatsache.

Eine bedeutend konkretere, daher der experimentellen Prüfung und der Diskussion leichter zugängliche und mithin auch wertvollere Anschauung hat Klebs (zuletzt 1917) entwickelt. Nach Klebs (1917, p. 410) ist »die Aufhebung der Ruhe durch eine Steigerung des Stoffwechsels, vermittelt durch eine Steigerung der fermentativen Tätigkeit, bedingt. Alle die verschiedenartigsten Mittel, die die Ruhe früher oder später aufheben, . . . bewirken eben die notwendige Steigerung des Stoffwechsels«. »Die allerersten Veränderungen im Innern der Knospen brauchen bei Anwendung der verschiedensten Mittel nicht immer die gleichen zu sein, nur besteht die Wahrscheinlichkeit, daß sie schließlich in der gleichen Richtung wirken, indem durch Umwandlung des Reservematerials die genügende Menge löslicher Stoffe in dem für das Wachstum geeigneten Konzentrationsverhältnis erzeugt wird.«

Mir scheinen gerade diese »allerersten Veränderungen« ganz besonders von Interesse und Wichtigkeit zu sein. Daß

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

schließlich, wenn das Wachstum in Gang kommen und bleiben soll, die organischen Nährstoffe im geeigneten Konzentrationsverhältnis zu den Nährsalzen stehen müssen, ist eigentlich selbstverständlich. Es handelt sich aber darum, ob wirklich eine ungeeignete Konstellation der Nährstoffe und Nährsalze das primäre Hindernis ist, welches das Austreiben unmöglich macht. Klebs ist dieser, andere Autoren ganz anderer Ansicht. »Im Verhältnis zu den fraglichen, gröber charakterisierten Stoffwechselvorgängen« — sagt z. B. Johannsen (1913, p. 518) — »sind die Wachstumsschwankungen ganz unzweifelhaft das primäre. . . . Man hat in bezug auf Ruhe und Stoffwechsel die Kausalität invers aufgefaßt.« Es ist derzeit kaum möglich, eine Entscheidung zwischen diesen beiden Meinungen zu treffen.

Freilich, wenn ein absoluter Nährsalzmangel in der Außenwelt besteht, d. h. wenn der Nährsalzgehalt der Umwelt der Knospen unter das absolut notwendige Minimum sinkt, dann muß das Wachstum stille stehen, dann ist auch ein Frühtreiben unmöglich, geradeso wie wenn die Temperatur, also ein anderer absolut notwendiger Faktor, unter die Minimumgrenze sinkt. Wenn andrerseits bei irgendeiner Pflanze durch eine künstliche Methode ein positiver Treiberfolg erzielt werden kann, so ist dies ein Beweis, daß in diesem Falle die Ruhe keineswegs durch absoluten Nährsalzmangel erzwungen war. Dies war auch der Gedankengang meiner letzten einschlägigen Erörterungen, wobei sehr genau zwischen absolutem und relativem Nährsalzmangel im Sinne von Klebs unterschieden und auch ausdrücklich betont wurde, daß die Ansicht, die Dauer der Ruhe sei durch einen relativen Nährsalzmangel bedingt, »derzeit kaum exakt zu beweisen oder zu widerlegen ist« (1916, II, p. 31). Der Vorwurf von Klebs trifft mich daher keineswegs, ich unterscheide nicht »zwischen absolut und relativ«. Dabei bleibt es aber noch fraglich, ob es nicht vorteilhafter wäre, von einem absoluten Nährsalzmangel nur dann zu sprechen, wenn einer Pflanze überhaupt keine Nährsalze zur Verfügung stehen wie bei einer Wasserkultur in destilliertem Wasser; denn es muß schwer fallen, in einem gegebenen Falle zu unterscheiden, ob eine Pflanze an absolutem oder relativem Nährsalzmangel im Sinne Klebs' leidet, da ja beide Mängel den gleichen Effekt erzielen, nämlich eine Sistierung des Wachstums.

Jedenfalls halte ich in Übereinstimmung mit anderen Autoren die Klebs'sche Argumentation, ein relativer Nährsalzmangel spiele beim Eintritt und die Behebung desselben infolgedessen beim Austritt aus der Ruhe eine ausschlaggebende Rolle, nach wie vor nicht für endgültig bewiesen.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Klebs (1917, p. 408) ist der Ansicht, daß bei der durch irgendein Treibmittel erfolgten Neuerregung des Stoffwechsels, die auch die Zweige (Stammteile) betreffen soll, die im Laufe des Sommers in letzteren aufgesammelten größeren Quantitäten der Nährsalze den Knospen zuströmen, wodurch der relative[1] Nährsalzmangel derselben behoben und das Austreiben ermöglicht wird. Abgesehen davon, daß es keineswegs einzusehen ist, warum gerade die Stammteile und nicht die Knospen selbst imstande sein sollten, wenigstens die zu dem Beginn des Austreibens nötigen Salze während der Vegetationsperiode anzusammeln, müssen wir überhaupt annehmen, daß primär die Hemmungen, die die Ruhe bedingen, einzig und allein in den Knospen liegen und nicht in einem unzulänglichen Reifezustande oder reduzierten (Ruhe-) Stoffwechsel des Holzes, der erst sekundär die Ruhe erzwingen würde. Dafür spricht vor allem der Umstand, daß sämtliche Treibverfahren erwiesenermaßen streng lokal wirken, speziell bei meiner Verletzungsmethode (1911), bei der ja nur die Knospen, nicht aber gleichzeitig der Stamm beeinflußt werden, tritt dies besonders klar zutage. Sind die in den Knospen liegenden Hemmungen beseitigt, dann vermögen sich jene jederzeit die zum Austreiben nötigen Nährstoffe und Nährsalze zu verschaffen, sei es nun aus den eigenen Reservevorräten oder aus denen des angrenzenden Stammteiles. Gegen diese Auffassung spricht keineswegs die Tatsache, daß bei Stecklingskultur das Austreiben um so besser erfolgt, je größer das verwendete Stammstück ist, werden sich doch beim Versuch einer Kultur isolierter Knospen Stockungen in der Wasserzufuhr oder sonstige verschiedene Schädigungen nur allzubald einstellen müssen.

Nicht die beschränkte Leistungsfähigkeit des Stammes und der Wurzel scheint mir im allgemeinen den Wachstumsmodus der Vegetationspunkte (Knospen) zu bedingen, sondern umgekehrt ist das Ausmaß der Arbeitsleistung des Wurzelsystems (sowie ja auch der Cambiumtätigkeit des Stammes) — natürlich nur innerhalb gewisser Grenzen — bestimmt durch

[1] Oder absolute?

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

die Wachstumsweise und das Bedürfnis der Vegetationspunkte. Folgende interessante Tatsache dürfte wohl am besten in diesem Sinne verständlich werden. Bei Pfropfung von im Winter nicht ruhenden Holzgewächsen auf im Winter ruhende »rien n'est modifié dans la manière de vivre« der ersteren (Sahut).[1] »Es scheint hiernach, als könne in der Tat das Wurzelsystem von Pflanzen, die an sich eine strenge Winterruhe durchmachen, unter dem Einfluß des im Winter wachsenden Reises zu dauerndem Funktionieren und Wachsen veranlaßt werden« (Winkler, 1912, p. 136). Wenn die Unterlage dem fremden Reis genügend Nährsalze zu dauerndem Wachstum zu liefern vermag, so dürfte sie dies wohl auch den eigenen Knospen können, falls sie es beanspruchen würden.

Schon früher (1916, II, p. 32) habe ich auf einige Tatsachen hingewiesen, die mir eher gegen als für die Hypothese vom relativen Nährsalzmangel zu sprechen scheinen; Klebs ist auf meine diesbezüglichen Erörterungen nicht eingegangen; sie beziehen sich übrigens mehr auf das Problem des Eintrittes in die Ruhe und sollen daher erst später kurze Erwähnung finden.

Die Bedeutung der Nährsalze für das Austreiben ist nur ein spezielles Problem, im allgemeinen vertritt Klebs die eingangs zitierte Anschauung, wonach die Aufhebung der Ruhe durch eine »Steigerung der fermentativen Tätigkeit« bedingt ist. Ich selbst habe seinerzeit (1911, p. 4) ebenfalls an diese auch von einigen anderen Autoren in Erwägung gezogene Möglichkeit gedacht. In einer Reihe von Experimenten, die ich während mehrerer Treibperioden durchführte, versuchte ich durch (Injektion oder) Baden in enzym- oder coenzymhaltigen Lösungen Frühtreiben zu erzielen. Weder durch Enzyme selbst (Diastase) noch durch Enzymaktivatoren (z. B. Milchsäure, Mangansalze u. a.) ist es mir jemals gelungen, die Ruheperiode auch nur im geringsten abzukürzen. Ich habe über diese zahlreichen Versuche nicht berichtet, ihr stets negativer Erfolg ließ mir aber die Annahme nicht gerade

[1] Über einen eigenen einschlägigen Versuch will ich gelegentlich an anderer Stelle berichten.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

wahrscheinlich erscheinen, daß das Fehlen oder der inaktive Zustand von Enzymen das primäre Hindernis des Austreibens sei.

Überhaupt kann es sich im übrigen um eine allgemeine Lahmlegung der fermentativen Tätigkeit um ein völliges Erlöschen der Stoffumsätze während der Ruheperiode gar nicht handeln, finden doch im Winter geradeso wie in den Zweigen auch in den Knospen weitgehende Umwandlungen der Reservestoffe statt; dem Stärkemaximum im Herbst folgt ein Minimum im Winter und schließlich ein neuerliches Maximum im Frühjahr vor dem Austreiben (Larkum, 1914). Die fermentative Tätigkeit »ruht« also während der Ruheperiode auch in den Knospen keineswegs.

Ich stimme daher mit Klebs nicht überein, wenn er in den Ergebnissen einer neuen, mir leider nicht zugänglichen Arbeit von Howard eine Stütze sieht für seine Ansicht, eine Steigerung der Fermenttätigkeit bedinge die Aufhebung der Ruhe. Howard untersuchte, »wie sich die Fermente nach[1] der Behandlung mit verschiedenen Frühtreibverfahren verhalten. Nach einer solchen ... zeigte sich allgemein eine deutliche Steigerung der diastatischen Tätigkeit im Vergleich zu den nicht behandelten Zweigen. Ebenso ließ sich das Gleiche für die proteolytischen und fettspaltenden Fermente nachweisen und es ließ sich auch eine deutliche Zunahme von Oxydasen feststellen. Ferner wurde eine Zunahme an reduzierenden Stoffen (Zucker) beobachtet« (Klebs, 1917, p. 412). Eine Zunahme an Zucker sowie eine Steigerung der Diastasetätigkeit[2] findet auch beim Abbau des Stärkemaximums im Spätherbste statt, ohne daß damit immer die Treibwilligkeit sich wieder einstellt; aber auch deshalb halte ich die gewiß sehr wertvollen Untersuchungen Howard's für die Klebs'sche Anschauung nicht für beweisend, weil es bei diesen Versuchen unentschieden bleibt, ob es sich tatsächlich

---

[1] Von mir gesperrt.

[2] Die Schwankungen der Diastasetätigkeit im Stamm scheinen nach meinen Untersuchungen (1909) autonom vor sich zu gehen und nach neuesten Untersuchungen von Groll (1917) sind periodische Erscheinungen bei Fermenten die Folge ihrer kolloiden Beschaffenheit.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

um die primäre Wirkung der Treibmethoden handelt bei den oben genannten Effekten und nicht etwa um eine solche bereits einsetzenden, auf irgendeine andere Weise eingeleiteten Treibens. Daß aber bei Beginn des Treibens, also nach Austritt aus der Ruhe, die fermentative Tätigkeit, ja der Stoffwechsel überhaupt im allgemeinen reger sein wird als während der Ruhe, ist an und für sich selbstverständlich. Diese Steigerung der fermentativen Tätigkeit ist vielleicht das erste experimentell faßbare und nachweisbare Anzeichen beginnenden Wachstums, aber nicht die Vorbedingung desselben.

Nach all dem Vorgebrachten bleibt es wohl dabei, daß die Auffassung von Klebs mit einigen Tatsachen nicht in gutem Einklange steht.

Ich habe daher nach anderen Erklärungsmöglichkeiten gesucht, die uns die Wirkung der Treibmethoden und damit vielleicht bis zu einem gewissen Grade auch den Austritt aus der Ruhe verständlich machen könnten.

Zunächst habe ich (1916, I) die Vermutung ausgesprochen, die Narkotika (Äther, Acetylen) wirken in bezug auf ihren frühtreibenden Effekt im Sinne der Erstickungstheorie Verworn's durch vorübergehende Behinderung der Sauerstoffatmung. Eine Stütze dieser Annahme sah ich darin, daß — wie ich zeigen konnte — nach Aufenthalt in O-freien Medien (Stickstoff-, Kohlensäure-, Wasserstoffatmosphäre) oder nach Einwirkung die Atmung hemmender Substanzen (Ammoniak, Formaldehyd) die Ruheperiode abgekürzt wird.

Die Wirkung derjenigen Substanz, welche die Atmung ganz besonders herabzusetzen vermag, nämlich von Cyankali, habe ich damals nicht geprüft. Die in der Tierphysiologie schon lange bekannte Tatsache, daß Cyankali die Atmung in weitgehendem Maße hemmt, wurde für die Pflanzenzelle durch die eingehende Arbeit Schroeder's (1907) exakt nachgewiesen. Daß es sich bei dieser Atmungslähmung durch KCN keineswegs um eine Absterbeerscheinung handelt, geht schon aus der völligen Reversibilität derselben hervor; es scheint vielmehr das Cyankali den Atmungsprozeß unmittelbar zu beeinflussen ohne sonstige schädigende Giftwirkung.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Wenn nun Frühtreiben auf Einfluß der Narkotika hin als Nachwirkung einer von diesen bewirkten vorübergehenden Atmungslähmung erfolgt — wie ich dies angenommen habe —, so muß sich auch Cyankali als Treibstoff bewähren. Im experimentellen Teile wurde gezeigt, daß dies tatsächlich so ist. Ich habe also auf Grund meiner Annahme die frühtreibende Wirkung des Cyankali richtig vorausgesehen. Ein endgültiger Beweis, daß die Narkotika durch vorübergehende Behinderung der O-Atmung abkürzend auf die Ruheperiode einwirken, ist jedoch auch durch den positiven Ausfall der Cyankaliversuche nicht erbracht, immerhin dürften diese deshalb von besonderem Interesse sein, weil die Blausäure ein Stoff ist, der ganz spezifisch und primär anscheinend ohne sonstige Nebenwirkungen auf den Atmungsprozeß einwirkt. (Nach neueren Untersuchungen kommt allerdings — wie weiter unten zu erörtern sein wird — dem Cyankali auch noch eine andere wichtige Wirkung zu.)

Wie mir früher nicht bekannt war, hat bereits (1911) Mansfeld bei seinen Studien über Narkose und Sauerstoffmangel »die Wirkung von Narkotika und O_2-Entziehung auf keimende Samen« untersucht und ist dabei zu dem Ergebnis gelangt, »daß die Narkotika und der O_2-Mangel in vollständig gleicher Weise die Tätigkeit der Zellen beeinflußt«. Mansfeld nimmt als Maß der Intensität des Keimungsprozesses die Verminderung des Fettgehaltes von Fettsamen (*Cucurbita pepo*) während der Keimung. Der Fettverbrauch der »mit Narkotika oder O_2-Mangel (Stickstoffatmosphäre) vorbehandelten Samen« ist in der dritten Keimungsperiode, d. i. von der 146. Stunde an ganz wesentlich größer als der von Samen aus reiner Luft. Auch nach Aufenthalt in Blausäureatmosphäre ist der Fettverbrauch ganz enorm gesteigert. »Wir sehen also« — sagt Mansfeld —, »daß die Wirkung von O_2-Mangel ebenso wie die der Narkotika in der Zelle Veränderungen schafft, welche zu einer Beschleunigung (bestimmter) chemischer Prozesse führen.«

Narkotika, O_2-Mangel, Blausäure wirken also nach den Angaben Mansfeld's auf den Keimungsprozeß von *Cucurbita* nach meinen eigenen Versuchen auf die Ruheperiode von

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Syringa in völlig gleicher Weise; es läge daher nahe, als den primären und ausschlaggebenden Effekt auch bei der Frühtreibewirkung ebenso wie nachgewiesenermaßen beim Keimungsvorgang eine direkte Beschleunigung chemischer Prozesse anzunehmen, eine Auffassung, die völlig der von Klebs vertretenen Ansicht entsprechen würde, wonach die Aufhebung der Ruhe durch eine Steigerung des in der Ruhe trägen Stoffwechsels bedingt ist. Ein Moment darf jedoch bei Betonung dieser Analogie zwischen Beschleunigung des Keimungsprozesses und Abkürzung der Ruheperiode nicht außer acht gelassen werden. Bei Mansfeld's Versuchen handelt es sich keineswegs um »freiwillig« ruhende,[1] sondern um keimfähige, ja sogar bereits in Keimung begriffene Samen. Bei den Frühtreibversuchen mit Holzgewächsen wirken alle bekannten Treibstoffe und -methoden nur dann im positiven Sinne, wenn die Treibfähigkeit sich »von selbst« noch nicht eingestellt hat. Ist die freiwillige Ruhe bereits ausgeklungen, dann treiben meist die Kontrollpflanzen schneller aus als diejenigen, welche unter dem Einflusse eines Treibmittels gestanden waren.[2]

Trotz dieser nicht unwichtigen Differenz ist es ohne Zweifel beachtenswert, daß Narkotika, O_2-Mangel, Blausäure auf jeden der beiden jedenfalls verwandten Prozesse des Keimens und Treibens im gleichen Sinne nämlich beschleunigend einwirken und ebenso wie Mansfeld in den Ergebnissen seiner Versuche, so sehe auch ich, wie bereits erwähnt, in meinen Experimenten eine Stütze der Verworn'schen Erstickungstheorie.

Andrerseits muß zugegeben werden, daß eine exakte Analyse gerade der frühtreibenden Wirkung der Narkotika heute noch keineswegs möglich ist. Es fehlen dazu wichtige Vorbedingungen. Während bei tierischen Zellen die aufgenommene Menge der Narkotika wenigstens annähernd genau bestimmt werden kann, ist dies bei den Knospenzellen wohl unmöglich, jedenfalls aber

---

[1] »Die Mittel, welche die Samenkeimung beschleunigen, sind ... nicht imstande, die Ruheperiode von Samen aufzuheben.« Kühn, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 57.

[2] Auch die Keimung der Samen wird übrigens durch ein und dasselbe Agens (Licht) das einemal gefördert, das anderemal gehemmt je nach dem Grade der Nachreife. Vgl. Gaßner, 1915.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

noch nicht geschehen. Daher und weil wir das Kriterium eigentlich narkotischer Wirkung, nämlich die reversible Hemmung irgendeines Lebensprozesses,[1] dabei gar nicht beobachten können, so vermögen wir auch nicht zu entscheiden, worum es sich bei der zum Frühtreiben verwendeten Dosierung eigentlich handelt. Bekanntlich unterscheidet man je nach der verabreichten Dosis dreierlei grundverschiedene Wirkungsweisen der Narkotika: den erregenden (Stimulations-), den reversibel lähmenden (narkotischen im engeren Sinne) und den irreversibel schädigenden (letalen) Effekt.[2] Mit welcher dieser Phasen der Narkotikawirkung haben wir es nun beim Frühtreiben zu tun? Johannsen (1906, p. 49) sagt darüber folgendes: »Schwache Dosen (des Äthers) scheinen häufig ... direkt beschleunigend auf die Wachstumstätigkeit zu wirken. Bei den Dosen, welche im praktischen Betäubungsverfahren benutzt werden, ist davon aber kaum die Rede; die früher genannten Normaldosen werden die Wachstumstätigkeit stets stark herabsetzen.« Ganz anderer Ansicht scheint Czapek (1913, p. 197) zu sein: »Die Narkotika sind wohl sämtlich in geringer Konzentration stimulierend. Man hat dies durch Johannsen hinsichtlich des beschleunigten Austreibens der Knospen in der Winterruhe beim Chloroform und Äther genau kennen gelernt.«

Aber nicht genug an dieser Unsicherheit; man kann auch nicht bestimmt sagen, ob das Treiben eine Nachwirkung der Narkotika ist oder ob es schon während der Narkose einsetzt oder wenigstens durch ausschließlich während der Narkose sich abspielende Prozesse veranlaßt wird. Molisch (1916, p. 18) lehnt es überhaupt völlig ab, in bezug auf die Treibverfahren von einer »Narkose«-Wirkung zu sprechen. Ich habe die Bezeichnung Narkosewirkung — was ich hiermit ausdrücklich betonen möchte — stets nur im Sinne: Wirkung der Narkotika gebraucht; diese letztere jedenfalls exaktere Ausdrucksweise kann natürlich auch Anwendung finden in Fällen, wo es sich um die stimulierende oder die toxische Wirkung der Narkotika, also nicht um Narkose im engeren Sinne des Wortes handelt.

Wenn nun in neueren Arbeiten von Winterstein (1913—1916) u. a. die Verworn'sche Erstickungstheorie der Narkose abgelehnt wird, d. h. wenn in Zweifel gezogen wird, daß die narkotische Herabsetzung der Erregbarkeit auf einer Behinderung der Oxydationsprozesse beruhe, so braucht diese Ablehnung keineswegs gleichzeitig auch die Annahme zu treffen, daß beim Frühtreiben die Narkotika durch Atmungsbehinderung wirken. Höber (1914, p. 463) meint, »daß bei der Narkose auch die Oxydationen gehemmt sein können, daß die Störung der Verbrennungsvorgänge aber nicht zum Wesen der Narkose gehört. Offenbar liegt die Sache so, daß für die einzelnen Partialfunktionen der Zelle verschiedene Konzentrationsschwellen bestehen, so daß bei einer bestimmten niederen Konzentration an Narkotikum z. B. die Zellteilungen aufhören, bei einer höheren Konzentration die Oxydationen, bei

[1] Wie Reizbarkeit, Längenwachstum, Zellteilung, Plasmaströmung.

[2] The exciting, narcotic, toxic phase (Hempel); vgl. das Referat in Bot. Ztrbl., Bd. 119, p. 99; siehe auch Schroeder (1908).

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

wiederum einer höheren Konzentration ein dritter Vorgang und so fort.« Und Winterstein (1913, p. 170) sagt: »Die Oxydationshemmung ist nur eine Teilerscheinung der Narkose.« Für das vorliegende Problem ist es aber nun irrelevant, ob das Wesen der Narkose in einer Oxydationshemmung gelegen ist oder nicht, sondern es handelt sich darum, ob das Wesen der Frühtreibewirkung der Narkotika in einer Oxydationshemmung durch dieselben zu suchen ist. In diesem Sinne ist auch der Versuch erlaubt, eine Theorie der Narkose auf die Treibwirkung der Narkotika zu übertragen, also auf einen Effekt, der möglicher-, ja sogar wahrscheinlicherweise mit der Erscheinung der tierischen Narkose, mit einer Erregungslähmung gar nichts zu tun hat. Im übrigen stützt sich die Erstickungstheorie von Verworn (1912) nicht ausschließlich auf Versuche mit Nerven. So hat Ishikawa (1912) Studien über den Einfluß der »Narkose« auf das Bewegungsvermögen der Amöben gemacht; das Resultat war ganz analog dem Versuchsergebnis anderer Forscher an Nerven. Verworn ist daher der Ansicht, daß die »lebendige Substanz« ganz allgemein »während der Narkose erstickt«. Die Narkotisierbarkeit im engeren Sinne faßt man schon lange als ein allgemeines Kriterium der lebendigen Substanz auf; es dürften aber wohl auch solche Wirkungen der Narkotika, die nicht gerade das Wesen der Narkose ausmachen, bei den verschiedensten Formen der Lebewesen analoge sein. Dies scheint stillschweigend angenommen zu werden, wenn man auch andere Theorien der Narkose zur Erklärung des Effektes der Narkotika, auf ruhende Organismen erregend zu wirken, heranzieht. So ist jüngst eine Abhandlung erschienen, in der Dewitz (1917) darauf aufmerksam macht, er habe bereits vor 15 Jahren die von Dubois begründete Meinung vertreten, die Dämpfe der Narkotika wirken (ebenso wie die Kälte), indem sie den Austritt von Wasser aus den Geweben veranlassen, »Atmolyse« hervorrufen.

Gegenüber der Heranziehung letzterer sowie anderer Narkosetheorien zur Erklärung des frühtreibenden Effektes der Narkotika scheint mir derzeit die Erstickungstheorie den Vorzug zu verdienen, weil sie durch das Ergebnis meiner 1916 (I) mitgeteilten sowie der KCN-Treibversuche gestützt wird und weil auch der analoge Ausfall der Mansfeld'schen Versuche dafür spricht.[1] Schließlich wird möglicherweise auch die Wirkungsweise anderer Frühtreibeverfahren — wie ich (1916, I) erörtert habe — nach demselben Prinzip verständlich.

Es ist im Laufe der Erörterungen schon wiederholt auf die Schwierigkeit hingewiesen worden, welche die Entscheidung bietet, ob eine bestimmte Wirkung irgendeines Treibmittels der primärste, unmittelbarste Effekt ist, den dieses auslöst, oder aber erst die sekundäre Folge eines ihr vorangehenden Effektes.

[1] Beachtenswert ist es auch, daß Schilling (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 55, p. 254) Behinderung der Sauerstoffatmung für das Auftreten von abnormalen Wachstumserscheinungen (Gewebewucherungen) verantwortlich macht.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Auf Grund in den letzten Jahren bekannt gewordener Tatsachen scheint es mir nicht ohne Interesse, auf einen bisher nicht beachteten Faktor die Aufmerksamkeit zu lenken, der möglicherweise eines der Glieder darstellt in der Kette der Vorgänge, die sich beim Austritt aus der Ruhe vollziehen; ob es sich dabei um ein primäres oder ein sekundäres Glied handelt, sei vorerst nicht diskutiert.

Durch die ungemein wertvollen Untersuchungen Fitting's (1915) wurde die interessante Tatsache festgestellt, daß die Durchlässigkeit der Epidermiszellen von *Rhoeo discolor* für verschiedene Salze »jahreszeitlich verschieden ist«, in den Wintermonaten verhältnismäßig gering, ja in vielen Blättern fast gleich Null, in den Sommermonaten dagegen sehr groß. »Die Verschiedenheiten in der Durchlässigkeit scheinen im Objekt selbst zu liegen. Da ist es nun interessant, daß nach gärtnerischen Erfahrungen *Rhoeo discolor* vom November bis zum Frühjahr eine ausgesprochene Ruhezeit[1] durchmacht und dann nur sehr wenig wächst, ja unter Umständen sogar einzieht« (Fitting, 1915, p. 16).

Gleichzeitig, doch unabhängig von Fitting, gelangte Krehan (1914) für dieselbe Pflanze auf einem ganz anderen Wege zu demselben Resultat. Auch Krehan findet (p. 207), »daß während der Ruheperiode[1] der Zellen eine auch theoretischen Folgerungen völlig genügende Impermeabilität der Plasmahaut für bestimmte sonst durchlässige Stoffe eintritt.«

Schließlich ist es ja bekannt, daß Tröndle schon früher (1910) — allerdings mit einer nach den neuesten Ausführungen Fitting's (1917) unzureichenden Methode — für die Blattparenchymzellen von *Buxus* eine Abnahme der Permeabilität von Juli bis Dezember nachgewiesen haben will.[2]

Die Annahme erscheint nicht allzu gewagt, auch den Zellen der ruhenden Knospen unserer Holzgewächse eine erhöhte Undurchlässigkeit für bestimmte Stoffe zuzuschreiben. Leider dürften die Methoden von Fitting (1915) und Krehan

[1] Von mir gesperrt.

[2] Nach eigenen Erfahrungen aus der letzten Treibperiode kommt den Knospen von *Buxus* eine »freiwillige« Ruhe zu.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

(1914), die auf der Beobachtung von Deplasmolyse, respektive Plasmolyse beruhen, zur Konstatierung der hier angenommenen Permeabilitätsänderungen bei den embryonalen Knospenzellen kaum anwendbar sein, doch scheint es nicht aussichtslos, auf anderem Wege — etwa aus Verschiedenheiten in der Vitalfärbbarkeit — einen Einblick in die Durchlässigkeitsverhältnisse der Knospenzellen zu gewinnen. Sollte sich aber der von Tröndle, Krehan, Fitting erbrachte Nachweis, daß die Zellen ruhender Pflanzen eine verringerte, ja sogar fast völlig sistierte Permeabilität besitzen, auch für die Zellen der freiwillig ruhenden Knospen erbringen lassen, so wäre dies für das Problem der Ruheperiode von kaum zu überschätzender Bedeutung. Krehan selbst (1914, p. 207) hat die Wichtigkeit seines Befundes mit folgenden Worten hervorgehoben: »Ich möchte auf jene Versuche, welche die Abhängigkeit der Permeabilität von der Jahreszeit überzeugend erwiesen haben, noch besonderen Nachdruck legen, weil es die ersten dieser Art sind, welche in das größtenteils noch unerforschte Gesamtgebiet der funktionellen Permeabilitätsänderungen gehören . . .«; ich möchte hinzufügen, es sind auch die ersten, die, vorläufig für *Rhoco discolor*, eine Veränderung einer wichtigen physiologischen Eigenschaft der Zellen selbst während der Jahresperiode ergaben.

Ein kausaler Zusammenhang zwischen (winterlicher[1]) Undurchlässigkeit und Treibunfähigkeit wäre gut denkbar. Es wäre dann jedenfalls mit dem Austritt aus der Ruhe eine Erhöhung der Permeabilität verbunden; es müßten Mittel, welche die Permeabilität erhöhen, die Ruheperiode aufzuheben vermögen.

In dieser Hinsicht sind gerade die positiven Treiberfolge mit KCN von Interesse. In der bereits oft zitierten Arbeit von Krehan ist nämlich gezeigt worden, daß Cyankali die Permeabilität für bestimmte im Außenmedium der Zelle gelöste Stoffe wesentlich erhöht.

---

[1] Die Verminderung der Permeabilität müßte dann natürlich (sowie anscheinend auch tatsächlich bei *Rhoco*) sich bei Beginn der Ruheperiode einstellen.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Ohne die Wirkung aller Treibstoffe und -methoden nunmehr gleich nach diesem neuen Prinzip erklären zu wollen, sei es doch gestattet, auf folgende Tatsachen hinzuweisen.

Szücs (1913) hat den Nachweis erbracht, daß die Aufnahmegeschwindigkeit und mithin auch die Permeabilität für verschiedene Stoffe durch Wasserstoffsuperoxyd erhöht wird. Ich habe (1916, II, p. 16) mitgeteilt: Ein mehrstündiges Baden in 10% Wasserstoffsuperoxydlösung kürzt die Ruheperiode von *Tilia*-Zweigen wesentlich ab (H_2O_2-Methode).

Bei den Untersuchungen Krehan's (1914) ergab sich ferner »die im endosmotischen Sinne stark permeabilitätserhöhende, spezifische Wirkung des Ammoniak« in äußerst verdünnten Konzentrationen. Ich habe (1916, I und II) durch Ammoniak *Syringa*, *Fraxinus* und bis zu einem gewissen Grade selbst *Fagus* frühgetrieben.

Szücs (l. c., p. 324) hat die Vermutung ausgesprochen, daß die permeabilitätserhöhende Wirkung des Wasserstoffsuperoxyds im Zusammenhange steht mit der gleichen[1] von Lepeschkin und Tröndle beobachteten Wirkung des Lichtes auf die Plasmahaut. Klebs (1914) konnte die so schwer treibbare Buche mit seiner Lichtmethode aus der Ruhe erwecken.

Rysselberghe (1901) will eine weitgehende Temperaturabhängigkeit der Permeabilität nachgewiesen haben; die Geschwindigkeit des Durchtrittes gelöster Stoffe durch die Plasmahaut soll durch Temperatursteigerung stark beschleunigt werden. Schmidt (1901) reduzierte durch Anwendung besonders hoher Temperaturen die Ruheperiode der Kartoffelknollen auf ein Mindestmaß; auch bei der Warmbadmethode dürfte die Wärme, wenn auch nicht der einzige, so doch ein wichtiger Faktor sein.

Höber (vgl. 1914, p. 444) wies für tierische Zellen eine permeabilitätserhöhende Wirkung der Kohlensäure nach. Meinen Erfahrungen gemäß (1916, I, p. 14) treiben Fliederzweige nach mehrstündigem Aufenthalt in einer CO_2-Atmosphäre vorzeitig aus.

Endler (1912) findet, daß Salze in niederen Konzentrationen den Eintritt von Farbstoffen in die pflanzliche Zelle fördern. Lakon's Frühtreibverfahren (1912) ist auf den Einfluß der Nährsalze begründet.

Es liegt demnach bei einer stattlichen Reihe frühtreibender Stoffe und Methoden auf Grund mehr oder weniger beweiskräftiger Versuche die Annahme nahe, daß ihnen allen eine permeabilitätserhöhende Wirkung zukommt. Es sind dies: die Wärme-, Kohlensäure-, Nährsalz-, Licht-, Wasserstoffsuperoxyd-, Ammoniak- und Cyankalimethode. Und die Narkotika? Es ist jedenfalls denkbar, daß bei der durch dieselben bedingten vorübergehenden Behinderung der Sauerstoffatmung irgendein Stoff entsteht, dem permeabilitätserhöhende Wirkung zukommt, oder aber es könnte durch die nach Beendigung

---

[1] Bei *Rhoeo discolor* soll allerdings nach den übereinstimmenden Angaben von Fitting (1915) und Krehan (1914) das Licht keinen wesentlichen Einfluß auf die Permeabilitätsverhältnisse nehmen.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

der Narkose einsetzende intensive Steigerung der Atmungsintensität und der damit verbundenen Steigerung der CO_2-Produktion eben die Kohlensäure die Durchlässigkeit der Zellen erhöhen.

Es wäre gewiß völlig verfrüht, auf den Parallelismus zwischen die Permeabilität erhöhender und frühtreibender Wirkung bestimmter Agenzien hin von mehr als einer bloßen Erklärungsmöglichkeit des Treibens sprechen zu wollen.

Es sind nunmehr bereits eine Anzahl derartiger Erklärungsmöglichkeiten aufgestellt worden; Klebs will bei allen oder den meisten Treibverfahren in der Steigerung der fermentativen Tätigkeit das wesentliche Moment erblicken, Müller-Thurgau (1910) speziell in der Steigerung der Atmung, ich (1916, I) in einer vorübergehenden Behinderung der Sauerstoffatmung oder aber in einer vielleicht durch diese vermittelten Erhöhung der Permeabilität, andere Autoren wieder in anderen Wirkungen. Eine Entscheidung zwischen diesen Möglichkeiten, die alle denkbar sind, ist derzeit nicht zu treffen, vielmehr muß zugegeben werden, daß es vorerst noch »nicht sehr aussichtsvoll erscheint, den Schleier von diesem Geheimnis zu lüften« (Molisch, 1916, p. 17). »Man kann heute nicht anders vorgehen, als solche Überlegungen zu machen, die durch gewisse Tatsachen gestützt und durch Versuche weiter geprüft werden können« (Klebs, 1917, p. 406).

II. Das Problem des Eintrittes in die Ruhe.

Es ist das Verdienst von Klebs, die Diskussion immer wieder auch auf das zweite Problem der Ruheperiode zu lenken, auf die Frage, wie kommt der Eintritt der Pflanze in die Ruhe zustande. Nach seiner Auffassung »gehen die wachsenden Triebe allmählich in den Zustand der Ruhe über, sobald irgendein wesentlicher Faktor, wie Wärme, Feuchtigkeit, Nährsalzgehalt, Licht, so vermindert wird, daß das Wachstum eingeschränkt wird. Mit der Abnahme des Verbrauches ist eine Zunahme der Speicherung organischer Stoffe verbunden; je stärker diese Speicherung erfolgt, um so mehr wirkt sie hemmend auf den Stoffwechsel, besonders die fermentative Tätigkeit, ein; die Knospe geht zur Ruhe über,

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

d. h. einem äußerst beschränkten Stoffwechsel« (Klebs, 1917, p. 408).

Zwei Tatsachen werden mit dieser Annahme zu erklären versucht. Zunächst, daß nach relativ kurzem Wachstum im Frühsommer der Knospenschluß, also der Eintritt der Ruhe, erfolgt, dann aber auch, daß diese Ruhe, wie es scheint, immer mehr verfestigt, immer tiefer wird, so daß schließlich Eingriffe, die vorerst noch geeignet sind, die Ruhe aufzuheben, z. B. Entblättern, nicht mehr frühtreibend wirken. Das Problem des Eintrittes in die Ruhe zerfiele demnach in zwei Phasen, das der Vorruhe und das der Mittelruhe. Johannsen stellt sich bekanntlich vor, daß es sich in der Vorruhe um die Ausbildung einer Hemmung handelt, in der Mittelruhe dagegen die Wachstumsfähigkeit selbst eingestellt ist. Wenn ich Klebs richtig verstehe, so ist er anderer Anschauung. Zu Beginn der Ruhe (Vorruhe) wird die Wachstumsfähigkeit herabgesetzt und dann erst Mittelruhe, bildet sich eine Hemmung aus. Von den nach Klebs kausal untereinander verknüpften Gliedern der langen Kette von Bedingungen, die zur Ruhe führen sollen —

1. Verminderung eines wesentlichen Außenfaktors, vor allem des Nährsalzgehaltes;
2. Einschränkung des Wachstums;
3. Abnahme des Verbrauches organischer Substanzen;
4. Speicherung der letzteren;
5. Hemmung der fermentativen Tätigkeit;
6. äußerste Beschränkung des Stoffwechsels —

würden demnach die beiden ersten den Eintritt der Vorruhe, die übrigen das Zustandekommen der Mittel(und Nach-)ruhe betreffen.

Schon gegen die Annahme der Bedingungen 3 bis 6 liegen einige Bedenken vor. Zunächst sind jene zum Teil bloß per analogiam erschlossen. So hat schon Simon (1914, p. 179) darauf aufmerksam gemacht, daß die Inaktivierung von Fermenten in den Knospen »bisher überhaupt noch nicht nachgewiesen worden ist«. Ich selbst wies im obigen darauf hin, daß durch Aktivatoren von Enzymen die Ruheperiode nicht aufgehoben werden konnte und Johannsen (1906, p. 46) betont, daß in der Mittelruhe durch Ätherisieren (bei

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Kartoffeln und Zwiebeln) zwar der Inhalt gelöster Stoffe gesteigert — also wohl auch die fermentative Tätigkeit angeregt —, nicht aber »die Ruhe in nennenswerter Weise gestört« wird. Daß auch in den Knospen im Spätherbst Reservestoffumwandlungen stattfinden, bei denen ebenfalls der Inhalt an gelösten Stoffen (Zucker) gesteigert wird, erwähnte ich bereits früher mit dem Hinweis auf die Arbeit Larkum's. Überhaupt ist der Stoffwechsel während der Ruheperiode, zumal bei günstigen Temperaturverhältnissen, die aber, wie bekannt, die Ruhe keineswegs aufzuheben vermögen, nicht immer aufs äußerste beschränkt, erreicht doch nach Simon (1906) die Atmung, also einer der allerwichtigsten Stoffwechselvorgänge, im Winter im Warmhaus eine hohe Intensität. Schließlich wird die Abnahme des Verbrauches (Bedingung 3) gewiß nicht ausschließlich die organischen Substanzen betreffen, sondern ebenso auch die Nährsalze; auch diese würden demnach gespeichert werden und so die Entstehung des Mißverhältnisses zwischen organischen und anorganischen Stoffen vermieden werden können, das nach Klebs (»relativer« Nährsalzmangel) zur Ruhe führt.

Ganz allgemein (Jost 1912, Mogk 1914, Kniep 1915, Küster 1916, Weber 1916, II u. a.) wird dagegen der Versuch abgelehnt, die Herabsetzung der Wachstumsintensität ausschließlich auf äußere Faktoren, insbesondere auf einen absoluten oder relativen Mangel an Nährsalzen (Bedingung 1) zurückzuführen. Klebs selbst hat in der oft zitierten letzten Arbeit (p. 379) für einen speziellen Fall, nämlich die Johannistriebbildung der Eiche, auf die sich seiner Annahme darbietenden Schwierigkeiten hingewiesen. »Wohl wissen wir, daß eine relativ starke Nährsalzzufuhr das Treiben begünstigt. Aber es ist nicht klar einzusehen, warum gerade im Juni die Nährsalze zu einem Teil der Knospen besonders leicht zuströmen sollten. Hier wirken möglicherweise noch andere äußere Bedingungen mit, die bisher nicht deutlich erkannt worden sind.«

Man kann geradezu sagen, von solchen äußeren Bedingungen wissen wir heute überhaupt nichts. Um die neuerdings von Stoppel (1916) in die Diskussion eingeführte

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

elektrische Leitfähigkeit der Atmosphäre kann es sich beim Zustandekommen des Johannistriebes ja auch kaum handeln, ebensowenig wie beim Eintritt der Ruhe im Dezember, wie ich einen solchen in meinen Versuchen aus dem Jahre 1916 (II, p. 32) festgestellt habe: Bei frühgetriebenen Lindenbäumchen kamen die Knospen bereits im Dezember, und zwar ebenso rasch[1] zur Ruhe wie unter normalen Verhältnissen erst im Mai. Die elektrische Leitfähigkeit der Atmosphäre erreicht aber im Dezember ihr Minimum, im Mai nahezu ihr Maximum.

Solange für solche Fälle kein äußerer Faktor bekannt gemacht wird,[2] auf den die Rhythmik zurückzuführen wäre, ist es sehr naheliegend, diese Rhythmik für autonom zu halten. Damit ist keineswegs gesagt, daß es sich um eine vitalistische »geheimnisvolle und unsichtbar in den Zellen waltende Tendenz« handelt, die aus »wer weiß welchen Gründen das Wachstum überwindet und Ruhe schafft« (Klebs, 1917, p. 396). Mit der Annahme der Autonomie der Periodizität ist keineswegs der Verzicht ausgesprochen, die Ruhe physiologisch zu erklären. Gerade in dem Bestreben, eine solche Erklärung anzubahnen, habe ich (1916, II) mit Hinweis auf die zuerst von Simon (1914) ausgesprochene Vermutung die Ansicht vertreten, Ermüdungsstoffe würden beim Zustandekommen der Ruhe eine wesentliche Rolle spielen. Klebs lehnt diese Vorstellung vollständig ab und hält die in ihrer weiteren Verfolgung sich ergebende Auffassung der Ruhe als lang hingezogenes relatives Refraktärstadium für »abenteuerlich« und keineswegs geeignet, zur Klärung der Physiologie der Ruhe beizutragen.

Es sei gleich hier erwähnt, daß letztere Ansicht jedenfalls nicht allgemein vertreten wird. Gleichzeitig und unabhängig von meinen diesbezüglichen Erörterungen hielt

[1] Vom Zeitpunkt ihrer Entstehung an.

[2] Insofern es sich dabei etwa um eine rein korrelative Beeinflussung der Knospen von seiten der Laubblätter handeln sollte, so wäre dies zwar zunächst ein nicht in den Knospen selbst liegender Faktor, trotzdem aber wohl die durch eine solche Korrelation bedingte Ruheperiode der Knospe in bezug auf den Gesamtorganismus als autonom z bezeichnen.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Küster (1916, p. 26) »Simon's Erklärungsversuch für sehr beachtenswert«; er »vermag auch die in den Tropen beobachteten Erscheinungen asynchroner Periodizität benachbarter Individuen gleicher Spezies und der Zweige des nämlichen Exemplars ungezwungen zu erklären«.

Vielleicht gelingt es, durch eine kurze Darlegung dessen, was über pflanzliche Ermüdungsstoffe bisher bekannt geworden ist, unseren Erklärungsversuch ein wenig der Abenteuerlichkeit zu entkleiden. Gewiß handelt es sich dabei vorderhand um nicht mehr als um eine bloße Denkmöglichkeit; aber sowie Klebs vom Aitionomiestandpunkt aus den Erscheinungskomplex der Ruheperiode verständlich zu machen versucht, ebenso bemühen sich auch diejenigen, die die Autonomieauffassung vertreten, das Problem der Lösung näher zu bringen.

Wie ich nunmehr sehe, hat bereits vor längerer Zeit Reinitzer (1893) von »Ermüdungsstoffen der Pflanzen« gesprochen. Nach Reinitzer (p. 534) finden sich unter den Auswurfstoffen der Pflanzen solche, »welche auf die Lebenstätigkeit des Plasmas der sie erzeugenden Zellen einen hemmenden oder ermüdenden Einfluß äußern, der sich selbst bis zur Einstellung gewisser Teile der Lebenstätigkeit steigern kann. Es hat den Anschein, daß diese Art von Stoffen im Pflanzenreiche weit verbreitet sind und im Stoffwechsel der Pflanzen eine nicht unwesentliche Rolle spielen, so daß ihre aufmerksame Beachtung dem Verständnis des Stoffwechsels in vielen Fällen zugute kommen dürfte«.

Reinitzer schlägt für diese in ihrer physiologischen Wirkung, nicht aber in ihrer chemischen Natur einheitliche Gruppe von Stoffen das Wort Ermüdungsstoffe[1] vor, und zwar deswegen, »weil es der Tatsache entspricht, daß die Anhäufung dieser Stoffe eine Ermüdung oder Ermattung in der Lebenstätigkeit des Plasmas zur Folge hat«. Reinitzer meint (p. 537), die Wirkung der Ermüdungsstoffe auf das

[1] Dieser Ausdruck wurde hier beibehalten, obwohl die allgemeinere Bezeichnung »Hemmungsstoffe« (siehe weiter unten) vielleicht in mancher Beziehung vorteilhafter wäre.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

lebende Plasma könne sich im besonderen auf sehr verschiedene Weise äußern: »So kann sie z. B. eine Verlangsamung oder Einstellung des Wachstums[1] oder der Plasmabewegung, des Stoffwechsels, der Atmung usw. herbeiführen.«

1904 hat Berthold die Anschauung geäußert, daß die Wachstumsfähigkeit der Knospen unter dem Einfluß sich im Plasma herausbildender »Hemmungsvorrichtungen« beeinträchtigt wird. Über die Natur dieser Hemmungsvorrichtungen ist bei Berthold nichts ausgesagt.[2] Simon (1914, p. 170) meint, anscheinend auch in Unkenntnis der Reinitzer'schen Arbeit, es könnten diese Hemmungsvorrichtungen Stoffe sein, »die durch die Wachstumstätigkeit selbst erst gebildet werden!« Ganz analog wie bei tierischen Organismen infolge gesteigerter Tätigkeit und dadurch vermehrten Stoffumsatz gewisse Spaltungsprodukte, sogenannte Ermüdungstoxine in größerer Menge produziert und in den Geweben angehäuft werden, ebenso würden auch bei der an den Vegetationspunkten sich abspielenden, zunächst regen Zellneubildung »aus den zugeführten und verarbeiteten Kohlehydraten und Eiweißstoffen irgendwelche Spaltungsprodukte entstehen, welche bei starker Wachstumstätigkeit vielleicht nicht genügend schnell von der Stätte ihrer Entstehung fortgeführt, respektive durch Bindung an andere Stoffe unschädlich gemacht werden können. Ich denke hier besonders an gewisse organische Säuren, vor allem an die Oxalsäure, welche im Stoffwechsel der Pflanze oft in großer Menge entsteht«.[3]

---

[1] Von mir gesperrt.

[2] Die Möglichkeit, daß es sich bei dieser Hemmung nicht um das Hinzutreten von Stoffen oder Faktoren, sondern um den Ausfall, das Fehlen von solchen handelt, vertritt Klebs.

[3] Es könnten solche Ermüdungsstoffe sehr wohl auch aus dem Tragblatt der in seiner Achsel entstehenden Knospe zugeleitet und diese dadurch korrelativ am Austreiben gehindert werden. Goebel (1913, p. 97) hat an diese Möglichkeit gedacht: »Man könnte sich denken, daß im assimilierenden Blatt »Hemmungsstoffe« entstehen, bei deren Wegfall das Austreiben der Knospen erfolgt.« Rechtzeitiges Entblättern wirkt bekanntlich tatsächlich frühtreibend.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Simon war es anscheinend nicht bekannt, daß tatsächlich aus Pflanzen typische Ermüdungsstoffe bereits gewonnen wurden. Die bisherigen Untersuchungen über tierische Ermüdungsstoffe haben zu dem Resultat geführt, »daß nicht die weniger hochmolekularen Stoffe, welche frühere Autoren für Ermüdungsstoffe hielten, als solche anzusehen sind, daß vielmehr die höher molekularen Substanzen als die eigentlichen Ermüdungsstoffe zu gelten haben« (Weichardt, 1912, p. 5). Weichardt bezeichnet diese eigentlichen Ermüdungsstoffe als »Kenotoxine«. »Da es mit Leichtigkeit gelingt, auch aus Pflanzeneiweiß Kenotoxine abzuspalten, so war zu untersuchen, ob nicht auch beim Chemismus der lebenden Pflanze u. U. Kenotoxinbildung stattfinde. Es wurde deshalb ein Pflanzenexkret, das Opium, auf Kenotoxingehalt geprüft. In der Tat gelingt es, durch subtilere chemische Trennungsmethoden den Alkaloidgehalt des Opiums vollkommen zu beseitigen und mit dem gereinigten Rest an Mäusen Kenotoxinwirkung, die bei immunisierten Kontrolltieren ausbleibt, hervorzurufen« (Weichardt, 1912, p. 41). Es fehlte also nur noch der Nachweis, daß diese pflanzlichen Kenotoxine nicht nur auf Tiere, sondern auch auf die Pflanze selbst »ermüdend« einzuwirken vermögen. Auch dieser Nachweis scheint bereits erbracht zu sein: Zlataroff (1916) hat experimentell nachgewiesen, daß unter dem Einfluß von Keimlingsextrakten sowie auch von chemisch wohldefinierten Eiweißabbauprodukten das Wachstum der Kichererbse (*Cicer arietinum*) eine wesentliche Hemmung erfährt.[1] Ferner fand Molliard,[2] daß Stoffwechselprodukte der Erbse auf Keimlinge dieser Pflanze selbst sowie auch anderer Pflanzen einen hemmenden Einfluß nehmen. Auch die Versuche amerikanischer Forscher, das Zustandekommen der sogenannten Bodenmüdigkeit durch Anhäufung toxisch wirkender Ausscheidungs-

[1] Leider ist Zlataroff's kurze Wiedergabe der Ergebnisse seiner in bulgarischer Sprache erschienenen Arbeit nicht ausreichend, um alle Bedenken, die sich dagegen aufdrängen, zu zerstreuen.

[2] In einer mir derzeit nicht zugänglichen Arbeit, vgl. Lipschütz, 1917, p. 11/12.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

produkte der Pflanzen zu erklären, sollen hier nicht unerwähnt bleiben.[1]

Die Voraussetzung des Simon'schen Erklärungsversuches, daß es pflanzliche Ermüdungstoxine überhaupt gibt, dürfte nach obigen Angaben zumindest als recht wahrscheinlich (und diese selbst auf keinen Fall als »ad hoc« erfunden) bezeichnet werden können.

In den Knospen sind sie allerdings bisher nicht nachgewiesen worden. Doch scheint nach einer gut fundierten, besonders von Lipschütz (1915) in übersichtlicher Weise dargestellten Anschauung[2] die Produktion von schädlichen, die Lebensaktivität herabsetzenden Stoffwechselprodukten eine ganz allgemeine Erscheinung aller Organismen zu sein. Diese Lehre nimmt ihren Ausgang bei dem bei Kultur von Protisten beobachteten Auftreten von Depressionszuständen dieser Einzelligen. Nach Woodruff's Untersuchungen können diese Depressionen vermieden werden, wenn für rechtzeitige Beseitigung der schädlichen Stoffwechselprodukte gesorgt wird. Bei den Vielzelligen hat das Zusammenleben der Zellen in einem Verbande die Wegschaffung der Stoffwechselprodukte bis zu einem gewissen Grade und damit auch die Überwindung der Depressionszustände erschwert. Die Somazellen der Metazoen und Metaphyten sind gezwungen, in ähnlichen Verhältnissen zu leben wie Protistenzellen in einem beschränkten Kulturmedium. Bei den Einzelligen ist es charakteristisch für die Depressionszustände, daß die Teilungsgeschwindigkeit unter dem Einfluß ihrer Stoffwechselprodukte herabgesetzt wird. »Da nun die Wachstumsgeschwindigkeit eines vielzelligen Organismus durch die Teilungsgeschwindigkeit der Zellen, aus denen er aufgebaut ist, bedingt wird, so ist von vornherein die Annahme gerechtfertigt, daß auch die allmähliche Abnahme der Wachstumsintensität vielzelliger Organismen und der schließliche Stillstand ihres Wachstums

---

[1] Vgl. Jäger (1895) und die kritische Zusammenfassung Russel's (1914, p. 150 ff.) in dem Kapitel »Sind Giftstoffe im Boden vorhanden?«

[2] Die auch von anderen Autoren, z. B. Popoff 1915, vertreten wird. Vgl. Weber, 1916, III, p. 739.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

eine Wirkung von Stoffwechselprodukten ist, die im Zellverband des vielzelligen Organismus sich anhäufen« (Lipschütz, 1917, p. 11). Versuche mit Metazoen sprechen für diese Annahme und für Metaphyten scheint sie nach Lipschütz's Auffassung durch die erwähnten Arbeiten von Zlataroff und Molliard eine Bestätigung zu finden.

Gerade die anscheinend allgemeine Verbreitung der Ermüdungsstoffe (oder Hemmungsstoffe) und der durch diese bedingten Depressionszustände dürfte die Annahme nicht allzu unwahrscheinlich erscheinen lassen, daß dieselben auch beim Zustandekommen der Ruheperiode eine Rolle spielen.

Klebs führt gegen die Annahme von Ermüdungstoxinen ins Feld, für die sympodial wachsenden Baumarten müßten dann geradezu »Tötungstoxine« angenommen werden. Abgesehen davon, daß einer Annahme von Tötungstoxinen eigentlich nicht allzuviel im Wege steht — führt doch auch bei Tieren eine allzuweit gehende Anhäufung der Kenotoxine und bei Protisten eine solche der Hemmungsstoffe zum Tode —, so können doch sehr wohl neben den Ermüdungsstoffen auch noch andere Momente beteiligt sein bei der Veranlassung des Triebabsterbens der sympodialen Bäume und ebenso auch der Verfestigung der Ruheperiode der Knospen.

Es ließe sich sehr wohl folgendes vorstellen: Bei der zunächst regen Wachstums- und Stoffwechseltätigkeit zu Beginn der Knospenanlage — oder aber durch Zuleitung von »Hemmungsstoffen« von seiten der Tragblätter — würden sich in den Knospen die Ermüdungs(Hemmungs)stoffe derartig anhäufen, daß die Wachstumsintensität (autonom) dadurch eine Verminderung erfährt, die Zellen der Knospenanlage in einen Depressionszustand geraten.[1] Damit wäre das Zustandekommen der für den Eintritt der Ruheperiode von Klebs geforderten zweiten Bedingung (Einschränkung des Wachstums, siehe oben) als autonom erkannt. Die Folgen dieses primären

[1] Es besteht keine Möglichkeit, zu entscheiden, ob direkt oder indirekt durch diese Hemmungsstoffe die im obigen angenommene, beim Beginn der Ruhe (Depressionszustand) sich einstellende Herabsetzung der Permeabilität bedingt wird.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Wachstumsstillstandes könnten dann in der von Klebs zu wiederholtenmalen geschilderten Weise (Bedingungen 3 bis 6) sich einstellen. Das weitere Ruhen der Knospen (Mittel und Nachruhe) brauchte nicht mehr bedingt sein durch die möglicherweise bereits beseitigten Ermüdungsstoffe, würde vielmehr zustande kommen auf die von Klebs postulierte Weise. Auch das Absterben der Endtriebe bei sympodialen Holzgewächsen wäre eine Folge des Unterliegens »ermüdeter« Zellen im Kampfe um die Nährstoffe (Nährsalze und Wasser). Von diesem Gesichtspunkte aus ist es von Interesse, daß Mogk (1914) auf Grund seiner überaus wertvollen Untersuchungen über Korrelationen von Knospen und Sprossen die Ansicht äußert, daß die Triebe infolge des in der Änderung der Konstitution bedingten Wachstumsabschlusses »die Fähigkeit zu verlieren scheinen, die vorhandene Nahrung zu verwerten« (p. 664). Die Fähigkeit, die zwar vorhandene, sich aber im Konkurrenzkampfe zu erwerbende Nahrung für sich zu verwerten und überhaupt erst an sich zu reißen, würden die Knospen deshalb (vorübergehend) verlieren, weil sie geschwächt sind durch ihre eigenen Ermüdungsstoffe oder korrelativ durch solche der Tragblätter. In dieser Hinsicht würde der Mogk'sche Begriff »Änderung der Konstitution« keineswegs so unverständlich bleiben, wie Klebs (1917, p. 380) meint.

Zusammenfassung der Ergebnisse und theoretischen Erwägungen.

Ein mehr(meist 24)stündiges Bad in entsprechend verdünnten **Cyankali**lösungen vermag zur Zeit der Nachruhe bei *Syringa vulgaris* die Ruheperiode wesentlich abzukürzen.

Cyankali wirkt auf tierische und pflanzliche Zellen in spezifischer Weise hemmend auf die Atmung ein; der positive Treiberfolg spricht daher zugunsten der von mir vertretenen Anschauung, daß der frühtreibende Effekt der Narkotika im Sinne der Verworn'schen Erstickungstheorie durch vorübergehende Behinderung der Sauerstoffatmung zustande kommt. Auch bei dem mit dem Treiben jedenfalls verwandten

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Prozeß des Keimens wirken nach Untersuchungen von Mansfeld Narkotika, O_2-Entzug, Cyankali in gleicher Weise fördernd ein.

Anknüpfend an die von Tröndle, Krehan, Fitting erwiesene Tatsache, daß Zellen von *Rhoco discolor* während der Ruheperiode dieser Pflanze eine wesentlich verminderte Permeabilität zukommt, wird die Möglichkeit in Erwägung gezogen, es könnte auch beim Eintritt unserer Holzgewächse in die Ruheperiode eine Verminderung der Permeabilität und beim Austritt aus der Ruhe eine Erhöhung derselben eine Rolle spielen. In dieser Hinsicht ist es von Interesse daß nach vorliegenden Literaturangaben einer großen Anzahl von Treibstoffen eine permeabilitätserhöhende Wirkung auf Pflanzenzellen zukommt.

Das Problem des Eintrittes in die Ruheperiode zerfällt in zwei speziellere Fragen: Erstens, wie kommt die primäre Herabsetzung der Wachstumsintensität zustande, und zweitens, was hat diese Herabsetzung weiterhin für Folgen.

Von den Lösungsversuchen der ersteren Frage wird derjenige von Klebs — die Verminderung der Wachstumsintensität sei durch äußere Faktoren, insbesondere durch absoluten oder relativen Nährsalzmangel erzwungen — in Übereinstimmung mit anderen Autoren als mit einigen Tatsachen nicht gut vereinbar bezeichnet und die zuerst von Simon und dann von mir ausgesprochene Anschauung vertreten, das Wachstum werde durch von den Knospenzellen selbst produzierte oder von den Tragblättern zugeleitete »Ermüdungsstoffe« gehemmt, der Eintritt in die Ruhe sei daher zunächst durch einen autonom entstandenen Depressionszustand bedingt. Es wird versucht, durch eine kurze Darstellung des bisher über pflanzliche Ermüdungsstoffe Bekannten diese Annahme der ihr vorgeworfenen Abenteuerlichkeit zu entkleiden.

Die durch die Ermüdungsstoffe verursachte Verminderung der Wachstumsintensität könnte weiterhin die von Klebs postulierten Folgen (Speicherung der Assimilate, Inaktivierung der Fermente) nach sich ziehen und durch diese die Vertiefung und vielleicht auch die Dauer der Ruheperiode bedingt werden.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Literatur.

Berthold, G., 1904, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation, II. Teil.

Czapek, F., 1913, Biochemie der Pflanzen, I. Bd., II. Aufl.

Dewitz, J., 1917, Die für die künstliche Parthenogenesis angewandten Mittel als Erreger für andere biologische Vorgänge. Biolog. Ztrbl., *37*.

Endler, J., 1912, Über den Durchtritt von Salzen durch das Protoplasma I u. II. Biochem. Ztsch., *42* u. *45*.

Fitting, H., 1915, Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot., *56*.

— 1917, Untersuchungen über isotonische Koeffizienten. Ebenda, *57*.

Gaßner, G., 1915, Beiträge zur Frage der Lichtkeimung. Zeitschr. f. Bot., *7*.

Groll, J. T., 1917, Periodische Erscheinungen bei Fermenten als Folge ihrer kolloiden Beschaffenheit. Kolloidzeitschr., *21*.

Höber, R., 1914, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, IV. Aufl.

Jäger, G., 1895, Über Ermüdungsstoffe der Pflanzen. Ber. deutsch. bot. Ges., *13*.

Johannsen, W., 1906, Das Ätherverfahren beim Frühtreiben, II. Aufl.

— 1913, Artikel »Ruheperioden« im Handwörterbuch d. Naturwissensch., *8*.

Jost, L., 1912, Besprechung der Arbeit von Klebs, Über die Rhythmik usw. Zeitschr. f. Bot., *5*.

Ishikawa, H., 1912, Über die Wirkung der Narkose an Amöben. Zeitschr. f. allg. Physiol., *13*.

Klebs, G., 1914, Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche. Abh. Heidelberger Ak.

— 1917, Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biolog. Ztrbl., *37*.

Kniep, H., 1915, Über rhythmische Lebensvorgänge bei den Pflanzen. Ein Sammelreferat. Würzburg.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Krehan, M., 1914, Beiträge zur Physiologie der Stoffaufnahme in die lebende Zelle, II. Intern. Ztschr. f. phys.-chem. Biologie, *1.*

Küster, E., 1916, Über den Rhythmus im Leben der Pflanzen. Sammelreferat. Ztschr. f. allg. Physiol., *17.*

Lakon, G., 1912, Über die Beeinflussung der Winterruhe der Holzgewächse durch die Nährsalze. Ztschr. f. Bot., *4.*

Larkum, A., 1914, Beiträge zur Kenntnis der Jahresperiode unserer Holzgewächse. Göttingen.

Lipschütz, A., 1915, Allgemeine Physiologie des Todes. Sammlung: Die Wissenschaft, *57.*

— 1917, Besprechung »Über das Altern der Pflanzen«. Naturw. Wochenschr., *16.*

Mansfeld, G., 1911, Narkose und Sauerstoffmangel. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., *143.*

Mogk, W., 1914, Untersuchungen über Korrelationen von Knospen und Sprossen. Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen, *38.*

Molisch, H., 1916, Über das Treiben ruhender Pflanzenteile mit Rauch. Diese Sitzungsber., math.-naturw. Klasse, Abt. I, *125.*

Müller-Thurgau H. u. Schneider-Orelli O., 1910, Beiträge zur Kenntnis der Lebensvorgänge in ruhenden Pflanzenteilen, I, Flora, Neue Folge, I.

Popoff, M., 1915, Experimentelle Zellstudien, IV. Archiv f. Zellforschung, *14.*

Reinitzer, F., 1893, Über Ermüdungsstoffe der Pflanzen. Ber. deutsch. bot. Ges., *11.*

Russel, E. J., 1914, Boden u. Pflanze. In deutscher Sprache herausgeg. von H. Brehm.

Rysselberghe, F. van, 1901, Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme. Bull. Acad. de Belg. roy. Cl. Sciences.

Schmid, B., 1901, Über die Ruheperiode der Kartoffelknollen. Ber. Deutsch. bot. Ges., *19.*

Schroeder, H., 1907, Über den Einfluß des Cyankaliums usw. Jahrb. f. wiss. Bot., *44.*

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Schroeder, H., 1908, Über die Einwirkung von Äthyläther auf die Zuwachsbewegung. Flora, *99*.

Simon, S., 1906, Untersuchungen über das Verhalten der Atmungstätigkeit während der Ruheperiode. Jahrb. f. wiss. Bot., *43*.

— 1914, Studien über die Periodizität der Lebensprozesse. Ebenda, *54*.

Stoppel, R., 1916, Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen usw. Ztschr. f. Bot., *8*.

Szücs, J., 1913, Über einige charakteristische Wirkungen des Aluminiumions. Jahrb. f. wiss. Bot., *52*.

Tröndle, A., 1910, Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Ebenda, *48*.

Verworn, M., 1912, Narkose. Jena.

Weber, F., 1909, Untersuchungen über die Wandlungen des Stärke- und Fettgehaltes der Pflanzen. Diese Sitzungsberichte, mathem.-naturw. Klasse, Abt. I, *118*.

— 1911, Über die Abkürzung der Ruheperiode der Holzgewächse durch Verletzung. Ebenda, *120*.

— 1916, I, Über ein neues Verfahren, Pflanzen zu treiben. Ebenda, *125*.

— 1916, II, Studien über die Ruheperiode der Holzgewächse. Ebenda, *125*.

— 1916, III, Die Ruheperiode u. das Frühtreiben der Holzgewächse. Naturw. Wochenschr., *15*.

Weichardt, W., 1912, Über Ermüdungsstoffe, II. Aufl., Stuttgart.

Winkler, H., 1912, Untersuchungen über Propfbastarde, I, Jena.

Winterstein, H., 1913, Beiträge zur Kenntnis der Narkose, I; 1914, II; 1915, III; 1916, IV. Biochem. Ztschr., *51*, *61*, *70*, *75*.

Zlataroff, As., 1910, Über das Altern der Pflanzen. Ztschr. f. allg. Physiol., *17*.